Das Tectum loborum opticorum embryonaler Teleostier

mit

Berücksichtigung vergleichend anatomischer Verhältnisse.

Inaugural-Dissertation

verfasst und der

hohen medizinischen Fakultät

der

Kgl. Bayer. Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Dr. phil. Otto Aichel

aus Concepcion.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Erlangen.

K. b. Hof- u. Univ.-Buchdruckerei von Fr. Junge (Junge & Sohn).

1901.

Gedruckt mit Genehmigung der medizinischen Fakultät der Universität Würzburg.

Referent: Herr Prof. Dr. Stöhr.

Die ersten Arbeiten über das Gehirn der Fische beziehen sich auf die vergleichende Anatomie und die Entwicklungsgeschichte. Erst in später Zeit begann man die einzelnen Bestandteile der verschiedenen Gehirnabschnitte näher zu betrachten, nachdem durch das Verfahren von Golgi die Möglichkeit gegeben war, die einzelnen Zellen mit ihren Ausläufen für sich zu betrachten.

Die nennenswertesten Arbeiten über die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Fischgehirns sind die von Carus, Gottsche, Mauthner, Stieda, Viault, Dennissenko, Rohon, Fritsch, Vignal und P. Mayser.

R. Fusari, A. Schaper, Pedro Ramon y Cajal, Capobianco, van Gehuchten und L. Neumayer beschäftigen sich mit dem histologischen Bau der einzelnen Teile des Gehirns. Sie versuchen auf Grund ihrer Ergebnisse eine Deutung der einzelnen Teile des Gehirns in der Wirbeltierreihe. Das Ergebnis über das Opticusdach des Fischhirns geht dahin, dass wir es als den Teil des Zentralnervensystems des Fisches anzusehen haben, der seinem histologischen Bau nach mit dem vorderen Vierhügelpaar der höheren Wirbeltiere gleichzustellen ist. In seiner Wirkungsweise ist das Tectum loborum opticorum der Ersatz für die bei den Knochenfischen fehlenden Grosshirnhämisphären. Für die Untersuchungen der Zellbestandteile des Gehirns sind Embryonen besonders geeignet, ihre Zellen sind dem Golgischen Verfahren sehr leicht zugänglich. Das Tectum loborum opticorum der Teleostier ist nur von van Gehuchten unter Anwendung des Versilberungsverfahrens untersucht worden. Ich prüfte das Opticusdach von Salmo Salvelinus, Trutta Fario und Corregonus Warthmanni auf seine Zellbestandteile, und lege die Ergebnisse im folgenden nieder.

Die untersuchten Früchte standen in einem Alter von 45 bis 50 Tagen, waren also dicht am Ausschlüpfen.

Behandelt wurden die Embryonen nach der von mir an-

gegebenen Abänderung des Golgi-Cajalschen Verfahrens, zum Vergleich wurden Schnittfärbungen mit Hämalaun und Eosin gemacht.

Wir betrachten zunächst den Aufbau des Tectum loborum opticorum.

An den von mir untersuchten Embryonen lassen sich im Tectum loborum opticorum vier Schichten unterscheiden, von denen die am nächsten dem Ventrikel gelegene und die oberflächlichste nicht ganz scharf von den anliegenden getrennt sind. Die beobachteten Schichten kennzeichnen sich folgendermassen von innen nach aussen:

1. Eine innere Randzone. Dieselbe wird gebildet von einer Reihe cylindrischer Zellen, die dem Stützgewebe des Tectums angehören.

2. Eine Zone von Bildungszellen.

In ihr liegen die Zellkörper dicht aneinander gereiht, und nur wenige Fasern kommen in ihr vor. Da die Zellen dieser Schicht immer mehr nach aussen zu rücken bestrebt sind, wurde dieser Name gewählt.

3. Eine Schicht von ausgebildeten Zellen. In ihr finden sich im Gegensatz zur vorhergenannten Schicht weniger Zellen, wenn auch sehr viele Arten und zahlreiche Fasern.

4. Eine äussere Randschicht.

Das Tectum loborum opticorum der von mir behandelten Salmonidenembryonen entbehrt noch völlig des verwickelten Aufbaues, welcher ihm nach Fusari bei erwachsenen Tieren zukommt. Mit den Ergebnissen Fusaris beim Tectum loborum opticorum erwachsener Cyprinoiden und Salmoniden stimmen im wesentlichen die Ergebnisse Neumayers bei Esociden überein.

Fusari unterscheidet am Tectum, und zwar von innen nach aussen gerechnet, folgende Schichten:

1. Cylindrisches Flimmerepithel.

2. Eine granulöse Schicht.

3. Eine Nervenzellenschicht, die von Nervenfaserbündeln durchquert wird.

4. Die Schicht der spindelförmigen und ovalen Zellen.

5. Eine dem Opticusdach parallel laufende, längsgerichtete Schicht.

6. Eine Schicht von rundlichen Nervenzellen.
7. Eine dünne Schicht gefässhaltigen Bindegewebes.

Neumayer findet ebenfalls 7 Schichten, zählt die 7. Fusaris aber zur Pia mater, und bei ihm gestalten sich die Schichten folgendermassen:

1. Eine Ependymzellenschicht.
2. Eine Nervenzellschicht.
3. Eine Circulärfaserschicht.
4. Eine innere Längsfaserschicht.
5. Eine äussere und eine innere plexiforme Schicht.
6. Eine äussere Längsfaserschicht.
7. Eine oberflächliche Nervenfaserschicht: Randplexuszone.

Meine erste und zweite Schicht entspricht den gleichen von Fusari und Neumayer, wenn auch mit noch zu erwähnenden embryologisch deutbaren Unterschieden.

Die dritte Schicht bei meinen Embryonen fasst die Gebilde der 3., 4., 5. Schicht Fusaris und die der 3, 4., 5., 6. Schicht Neumayers in sich zusammen.

Die von mir als vierte bezeichnete Schicht stimmt mit der sechsten Fusaris und der siebenten Neumayers überein. Die Begründung hierfür wird nach Vorführung der einzelnen Zellarten erfolgen. Es ist nicht möglich, auf die zwischen Fusari und Neumayer bestehenden Unterschiede einzugehen, da wohl die Bestandteile der entsprechenden Schichten Fusaris und Neumayers, aber nicht die von mir bei den jugendlichen Individuen beobachteten Gebilde ihre endgültige Lagerung eingenommen haben. Ich werde bei Besprechung der Zellen noch näher hierauf eingehen.

Van Gehuchten beobachtete bei Teleostierembryonen nur drei Schichten, meine äussere Randzone fehlt. Erwähnt sei noch, dass das Tectum in seinen oberen caudal gelegenen Partien ebenso stark ist wie auf der höchsten Kuppe, während dasselbe oralwärts und nach unten lateral sich verjüngt und zwar so, dass die dritte Zone, ihre Stärke beibehaltend, die zweite allmählich überwächst.

Die Zellgebilde der ersten Schichte gehören den Stützzellen an, sie werden gesondert besprochen, daher wenden wir uns unmittelbar den **Zellen der zweiten Schicht** zu.

Eigentliche Zellen der zweiten Schichte, d. h. Zellen, die

samt ihren Verzweigungen nur dieser Schicht angehören, und die, falls sie so gelagert gefunden werden, den Einblick erwecken, als ob sie ihre endgültige Lagerung eingenommen haben, kommen nicht vor.

Wir haben es in dieser Schicht zu thun erstens mit Zellen, welche nur teilweise derselben angehören, aber deshalb, weil der Zellleib weitaus am häufigsten in ihr gefunden wird, an dieser Stelle besprochen werden sollen. Der Zellkörper dieser Zellen besitzt eine hirnförmige Gestalt, er findet sich in allen Höhen der zweiten Schicht. Der Zellleib entsendet einen allmählich sich verjüngenden, stark geschlängelten Dendriten peripherwärts, von dem mehr weniger lange horizontal verlaufende Verzweigungen abgehen. Die dendritischen Verzweigungen erreichen nicht ganz die vierte Schicht; horizontale dendritische Verzweigungen in der zweiten Schicht kommen nicht zur Ansicht.

Nachdem der Fortsatz dendritischer Art eine Strecke weit in die dritte Schicht gedrungen ist, sieht man von ihm eine feine Faser ihren Ursprung nehmen, welche zunächst im leichten Bogen nach aufwärts ziehend, sich dann ventrikelwärts wendet, um in beliebiger Höhe der dritten Zone ihren Weg parallel dem Opticusdach zu nehmen.

Sowohl auf Längsschnitten wie auf Querschnitten lassen sich die Neuriten dieser Zellen verfolgen (Fig. II, Zelle *d*, *e*).

Des öfteren ist wahrzunehmen, dass der Zellleib in der Mitte eine Einschnürung aufweist, welche als Resultat des Druckes neben ihr liegender Zellkörper aufzufassen ist. Die gleiche Beobachtung machte ich an Ganglienzellen der Retina (Fig. II, Zelle *a*). Es sei hier bemerkt, dass diese Art von Zellen sich auch in der dritten Zone vorfindet, dann sind die Zellen in ihrer Gesamtheit kleiner (Fig. II, Zelle *j*). Es ist wohl anzunehmen, dass diese Zellen im Begriffe sind, in die dritte Schicht zu wandern, um dann an der Ausbildung der dritten Schicht in das verwickelte Schichtenwerk des erwachsenen Tieres teilzunehmen. Schon van Gehuchten fand derartige Zellen, allerdings nur auf Längsschnitten. In meinen Präparaten konnte des öfteren ein Neurit dieser Zellen auf Längsschnitten seine Richtung in die Bahn zum Nachhirn nehmend gesehen werden, während derselbe auf Querschnitten stets nur auf kurze Strecken verfolgt werden konnte.

Im Tectum loborum opticorum des Hühnchens wurde diese Zellgattung nicht gesehen. Es ist fraglos, dass diese Zellgattung ihrer Bedeutung nach gleichzusetzen ist den von Neumayer bei Esox lucius gefundenen Zellen seiner von innen nach aussen gerechneten zweiten Schicht, mit dem Unterschied, dass bei seinen Zellen der Neurit stets vom Zellleib ausgeht, ein Befund, der als Eigentümlichkeit der Esociden aufzufassen sein dürfte.

Eine zweite Art von Zellen der zweiten Schicht wird durch Zelle *b* der Fig. II dargestellt; es handelt sich um Zellen, deren Körper birnförmig ist, und in jeder Höhe der Schicht gefunden wird, der einzige kräftige Fortsatz steigt besonders in der dritten Zone geschlängelt aufwärts, um in dieser sich in zahlreiche radiärgestellte Fasern aufzulösen. Ein Neurit konnte nicht gefunden werden, es kann daher über die Bedeutung derselben nichts festgestellt werden. Es zeigt die Zellart grosse Ähnlichkeit mit der in Fig. I als Zelle *d* gezeichneten, der Neuroglia zugehörigen Zellgattung, mit dem Unterschied, dass die Auflösungsfasern keinen moosartigen Besatz aufweisen; es ist fraglich, ob es sich um ein dieser gleichzustellendes Neurogliaelement oder um eine Zelle handelt, der Leitungsfähigkeit zuzuschreiben ist. Zelle *g* derselben Figur zeichnet sich dadurch aus, dass der Zellleib horizontal gelagert ist. Derselbe weist auf der freien Seite rundliche Form auf, während er auf der entgegengesetzten stumpf ausläuft, um ventrikel- und peripherwärts einen Fortsatz auszusenden, welcher sich in drei und mehr feine, grade auslaufende Fasern teilt. Ich kann wohl mit Sicherheit behaupten, dass die Zellen mit den Zellen *m* und *u* derselben Figur übereinstimmen, die später näher besprochen werden sollen. Wir haben es hier wieder mit einer noch embryonal verschobenen Zellgattung zu thun. Ein Neurit bei diesen Zellen in der zweiten Schicht kam nicht zur Veranschaulichung, leicht färbte er sich dagegen bei diesen Zellen, wenn sie schon die dritte Schicht erreicht hatten; hierauf komme ich später noch zurück. Schliesslich findet sich in der zweiten Schicht meiner Embryonen eine einfache Zellart, deren Zellleib in der äusseren Hälfte dieser Schicht liegt und einen Fortsatz entsendet, der ventrikelwärts gerichtet sich diffus verteilt (Zelle *k* in Fig. II). Auch diese Form findet sich teils so gelagert, dass die Zelle mit ihrem Fortsatz sowohl der zweiten

als dritten Schicht angehört, in diesem Fall liegt der Zellkörper in der dritten Zone, teils so, dass die Zelle und Fortsätze nur der dritten Zone angehören (Fig. II, Zelle *u* und *t*; Fig. I, Zelle *g* und *i*). In seltenen Fällen entspringen vom Zellleib zwei ventrikelwärts gerichtete Fortsätze (Fig. I, Zelle *g*). Ein Neurit wurde öfters beobachtet, und zwar stets auf Querschnitten, in denen derselbe parallel dem Tectum verlaufend in die seitlichen Partien desselben ziehend zu verfolgen war. Der Neurit entspringt in weitaus den meisten Fällen vom Zellkörper. Nur einmal konnte konstatiert werden, dass derselbe vom Dendriten, bald nachdem derselbe die Zelle verlassen und bevor er beginnt sich aufzulösen, entspringt. Dieser Fall ist in Fig. I durch Zelle *i* abgebildet.

In der Zone der Bildungszellen befinden sich also folgende Gebilde:

1. Zellkörper und Fortsätze von bipolaren Neurogliazellen.
2. Zellkörper und ein Teil von Fortsätzen von Zellen, deren Dendrit aufwärts strebt und in der dritten Schicht öfters sich verzweigt.
3. Zellkörper und Fortsätze von unipolaren Neurogliazellen.
4. Zellen, deren Zellleib horizontal liegt und von einem Pol nach auf- und abwärts Fortsätze entsendet.
5. Zellen, deren Zellleib peripher gelegen ventrikelwärts einen sich verzweigenden Dendriten besitzt.
6. Von den letzten peripherwärts in Wanderung begriffenen Zellen oft nur ein Teil.
7. Zellen, deren ungeteilter Dendrit in der dritten Schicht sich in Radiärfasern auflöst. Neuriten, die parallel dem Tectum in dieser Schicht verlaufen, konnten nicht gesehen werden, auch verlaufen Nervenfasern, die von aussen ins Tectum eintraten, niemals in dieser Schicht, welche gegen die dritte schon durch die moosartigen Belege der Stützgebilde scharf getrennt ist.

Von den **Zellen der dritten Schicht** möchte zunächst die Zellen besprechen, an denen ein Neurit nicht aufzufinden war, sei es, dass er sich nicht färbte, sei es, dass er nicht vorhanden ist. Dann wären diese Zellen dem Typus II von Golgi zuzurechnen.

Ich fand besonders im äusseren Teile der Schicht der ausgebildeten Zellen Zellen mit kugeligem Zellkörper, von dem

horizontal zwei längere, ventrikelwärts 2—3 kurze und ebenso nach oben 2—3 lange Fortsätze entspringen. Die Fortsätze, welche peripherwärts ziehend ihren Ursprung nehmen, kennzeichnen sich dadurch, dass sie an der äusseren Grenze der 3. Schicht angelangt, ventrikelwärts umbiegen, um dann kurze Verzweigungen einzugehen. Ein Neurit scheint nicht ausgebildet zu sein. Neumayer und Fusari beschreiben in ihrer oberflächlichen Zone kleine Zellen mit kräftigem Zellleib, von dem 3—4 Dendriten ihren Ursprung nehmen, sowie ein schlanker im Bogen verlaufender Neurit. Nach dem Verhalten des Axencylinders reihen sie sich ebenfalls in die Kategorie der Zellen des Golgischen II. Typus ein. Es ist nicht zu unterscheiden, ob die von mir beim Embryo gefundenen Zellen mit obigen identisch sind, oder ob wir es mit einer Zellgattung zu thun haben, welche einer gewissen Zellart, welche Neumayer in seiner siebenten Schicht fand, gleichzustellen ist, und die dann in unserem Falle als embryonal verschoben zu betrachten wäre. (Zelle *x* der Fig. II).

Zelle *w* der Fig. II kennzeichnet eine Zellart, welche in meinen Objekten in der äusseren Hälfte der 3. Zone gefunden wurde. Der Zellleib ist spindelförmig und entsendet je einen Fortsatz nach oben und unten. Der obere erreicht die 4. Schicht und teilt sich hier T-förmig, während der untere in der 3. Zone sich öfters aufsplittert. Ein feiner Fortsatz des ventrikelwärts verlaufenden Dendriten kann mit gewisser Wahrscheinlichkeit als Neurit angesprochen werden. Diese Zellart ist unzweifelhaft übereinstimmend mit den von Neumayer beim erwachsenen Knochenfisch in seiner äusseren Längsfaserschicht gefundenen Zellen, nur dass dieselben beim Embryo noch nicht ihre endgültige Lagerung erhalten haben. Hieraus geht auch hervor, dass die äussere Längsfaserschicht Neumayers beim erwachsenen Tier beim Embryo sich aus der 3. Schicht bilden muss, ganz abgesehen davon, dass die Längsfasern eben nur in dieser Schicht gefunden wurden. Der eben besprochenen Zellart in ihrem Aussehen sehr ähnlich ist eine weitere, deren Zellleib stets in der Mitte der 3. Schicht zu finden ist. Der spindelförmige Zellleib entsendet ventrikelwärts und nach der Peripherie hin je einen Fortsatz, der sich diffus verteilt, die Verzweigungen nehmen die ganze Breite der 3. Schicht ein (Fig. II,

Zelle *g*). Im ganzen genommen sind diese Zellen etwa doppelt so gross wie die vorher beschriebene Art. Der Neurit dieser Zellen kann vom Zeillleib, vom peripheren oder zentralen Fortsatz entspringen. Wir würden also die Zellen des Embryo, deren Neurit vom zentralen Fortsatz oder vom Zellleib entspringt den von Stieda und Neumayer in ihrer Hauptschicht beschriebenen gleichstellen; die Zellen aber, deren Neurit vom äusseren protoplasmatischen Fortsatz seinen Ursprung nimmt, als Opticuszellen aufzufassen haben. Diese Zellart fand van Gehuchten und Ramon y Cajal auch beim Hühnchen. Der Neurit kommt bei diesen Zellen sowohl auf Längsschnitten als auch auf Querschnitten zur Ansicht, und verläuft parallel dem Opticusdach, doch konnte er auf Querschnitten nur eine kurze Strecke weit verfolgt werden, weiter auf Längsschnitten, niemals bis in die Bahn des Opticus. Der Neurit verläuft stets in dem der Schicht 2 nächsten Bereich der Schicht 3. Diese Zellen haben aller Wahrscheinlichkeit nach die Aufgabe, die Leitung zum Kleinhirn und zur Medulla zu vermitteln.

Wie schon erwähnt, finden sich in der 3. Schicht Zellen, welche in Fig. II durch die Zelle *j* dargestellt werden, und vollständig der durch die Zelle *d* derselben Figur gekennzeichneten Zellart der Schicht 2 gleichen.

Eine ähnliche Zelle stellt Zelle *l* der Fig. II dar, doch zeichnen sie ein grosser Zellleib und starke Fortsätze aus. Bei der Zellgattung, welche durch sie vertreten wird, sieht man den Neuriten vom Zellleib ausgehen. Er zieht in horizontaler Richtung und wurde nur auf Querschnitten beobachtet, doch nie so weit, dass ein Aufschluss über seine Endigung möglich gewesen wäre. Überhaupt ist diese Zellgattung der Färbung sehr schwach zugängig.

Zelle *u* und *m* wurden schon gelegentlich der Beschreibung der Zelle *g* der 2. Zone erwähnt, und gesagt, dass diese Zellen wohl als Endform der letzteren aufzufassen sind. Bemerkenswert ist, dass in der 3. Schicht diese Zellen, je weiter sie der Peripherie zugerückt sind, desto verwickelter in den Verästelungen ihrer protoplasmatischen Fortsätze werden. Dies bekräftigt die Annahme, dass diese Zellen in Wanderung begriffen sind. Diese Zellart konnte nur auf Querschnitten gesehen werden. Über den weiteren Verlauf des Neuriten, der vom oberen oder unteren

Dendriten seinen Ursprung nimmt, konnte nichts festgestellt werden.

Eine weitere Zellform bieten die Zellen *n* und *t*, die ebenfalls oben schon besprochen wurden. Der Neurit konnte in der 3. Schicht auf Querschnitten eine Strecke weit verfolgt werden, stets verläuft der Neurit in dem peripheren Teil der Schicht 3, und wenn der Zellleib noch nahe an der Schicht 2 gefunden wird, so beobachtete ich, dass er die Zone 3 in schräger Richtung durchquerte.

Sowohl auf Quer-, wie auf Längsschnitten beobachtete ich auch eine Zellform, welche durch die Grösse des Zellleibes auffiel. Sie findet sich dargestellt in Fig. II durch die Zelle *p*. Der keulenförmige Zellkörper nimmt gut die Hälfte der Dicke der 3. Schicht ein, ventrikelwärts am stärksten, verjüngt er sich peripherwärts, um schliesslich kurze Fasern horizontalwärts zu entsenden. Ausserdem giebt der Zellleib zahlreichen kurzen Fasern, die sich bald zersplittern, ihren Ursprung. Dicht am äussersten Ende des Zellkörpers beginnt der Neurit, welcher, zunächst ventrikelwärts laufend, den Zellkörper umkreist, um dann horizontal gerichtet stets gegen die lateralen Teile des Tectums zu verlaufen.

Schliesslich finden sich auf Quer- und Längsschnitten durch das Tectum loborum opticorum noch eine Reihe von Zellen, die deswegen Interesse erweckten, weil sie auffallende Ähnlichkeit mit Zellen zeigten, die in der Retina derselben Objekte gefunden wurden. Es sind dies zunächst die Zellen *e* und *f* derselben Figur. Der kelchförmige Zellleib findet sich in jeder Höhe der Schicht 3. Vom peripheren Teil sieht man zahlreiche, oft längere, sich teilende Fasern ihren Ursprung nehmen, die dann diffus verlaufen, oft kürzere, in diesem Fall pinselartig angeordnete Fasern. Stets entspringt vom ventrikelwärts gerichteten Teil des Zellleibs nur eine feine, auf Querschnitten weit zu verfolgende Faser, der Neurit. Dieselbe Zellform beschrieb ich unter den Ganglienzellen der Retina dieser Objekte (Fig. I, Zelle *i* und *x*).

Auffallende Ähnlichkeit mit den schichtenbildenden Ganglienzellen der Retina weisen die Zellen *i*, *o* und *s* auf. Der Zellleib der Zellen *i* und *o* findet sich in der inneren Hälfte der Schicht 3 und zeigt die verschiedensten Gestaltungen. Der Zellkörper der Zelle entsendet neben kleinen, feinen, ungeteilten Fortsätzen einen

kräftigen peripherwärts, der sich bald in drei Fasern teilt, die alle in gleicher Höhe sich radiär in ihre Endfasern auflösen. Zelle *O* entsendet peripherwärts zwei Fortsätze, die in verschiedener Höhe sich in derselben Weise wie bei Zelle *i* verhalten. Bei beiden Zellformen entspringt der Neurit vom inneren Pol, um horizontal gerichtet den lateralen Teilen des Opticusdaches zuzustreben. Zelle *s* ist umgekehrt gelagert, d. h. der Zellleib liegt in der äusseren Hälfte der Schicht 3 und seine Dendriten, die sich im übrigen gerade so verhalten, streben dem inneren Teile der Schicht 3 zu, auch der Neurit verhält sich wie bei den Zellen *i* und *o*.

An dieser Stelle besprechen möchte ich noch eine Zellform, deren birnförmiger Zellleib stets hart an der Grenze der Zone 2 und 3 zu finden ist, und einen Fortsatz in horizontaler Richtung auslaufen lässt, von dem peripherwärts zahlreiche kleine Fasern, leicht geschlängelt verlaufend, ihren Ursprung nehmen. Diese Zellform, welche durch Zelle *h* der Fig. II abgebildet ist, fand sich nur auf Querschnitten, ein Neurit war mit Sicherheit nicht zu finden.

Es erübrigt nun noch zwei Zellformen der Zone 3 des Tectums meiner Embryonen zu besprechen, welche durch ihre Lage und Form sehr charakteristisch sind. Die eine Art dieser Zellen kommt nur in der oralen Hälfte, die andere nur in der caudalen auf Längsschnitten vor. Beide sind durch die Grösse und Form des Zellleibes, sowie durch die weite Ausdehnung der Dendriten auffallend. Der Zellleib der ersten Gattung ist in Fig. III als Zelle *a* und *b* mit seinen Fortsätzen dargestellt. Der Zellleib ist gross und wechselt sehr in seiner Form. Bezeichnend für die Dendriten ist ihre Stärke und weite Ausdehnung, so dass Körper und Dendriten oft die halbe Länge des ganzen Daches einnehmen, die Verzweigungen verlaufen horizontal-, peripher- und ventrikelwärts gerichtet. Vom Zellleib, der in der peripheren Hälfte des Tectums liegt, entspringen ein, zwei und mehr Dendriten. Die zweite Art von Zellen beschränkt sich auf den caudalen Teil des Tectums, der Zellleib ist birnförmig, liegt etwa in der Mitte eines Längsschnittes durch das Tectum und in dem ventrikelwärts gerichteten Teil. Der Dendrit verläuft stets caudalwärts, teilt sich bald in seinem horizontalen Verlauf, um Fasern in verschiedener Höhe horizontal

auslaufen zu lassen, die oft in radiär gestellte Endigungsfasern auslaufen. Abgebildet sind die Zellen in Fig. III. Kennzeichnend für beide Gattungen ist, dass der Neurit vom oralwärts gerichteten Pol der Zelle entspringt, in der Schicht 3 horizontal verläuft, um in den Opticus einzutreten, was mit aller Bestimmtheit nachzuweisen gelang. Wir haben es hier also mit Zellen zu thun, welche den in der Retina aufgefundenen, in der inneren molekulären Schicht endigenden, zentrifugalen Fasern des Opticus ihren Ursprung geben. Auch mir gelang es in der Retina vorliegender Objekte diese frei endigenden zentrifugalen Fasern nachzuweisen, doch ist noch nicht erwiesen, dass alle diese Neuriten der oben beschriebenen Zellen sind, vielmehr ist es wahrscheinlich, dass ein Teil an anderen Stellen ausserhalb des Tectums im Gehirn ihren Ursprung nehmen, wofür auch eine Bahn spricht, die vom Opticus zum Kleinhirn gerichtet verläuft. Somit haben wir in der 3. Schicht folgende Gebilde:

1. Frei endigende Nervenfasern, deren Ursprung teils in der Retina, teils in der Medulla oblongata liegend zu suchen ist.

2. Dendriten von Zellen der 2. Schicht.

3. Die Zellkörper der verschiedenen Arten beschriebener Zellen der 3. Schicht teils mit, teils ohne Neuriten mit ihren Dendriten.

4. Quer und längs verlaufende Züge von Neuriten.

Die Ergebnisse der Untersuchung der **Zellen der vierten Schichte** waren spärlich:

In der 4. Schicht gelang es mir nur eine Zellart nachzuweisen, doch diese ist gerade die wichtigste. Es handelt sich um eine Zellform, deren Zellkörper beim Embryo spindelförmig erscheint, und nach beiden Seiten horizontal gerichtet zwei Fortsätze entsendet, welche sich gabelig teilen und sich verjüngend nach ziemlich weitem Verlauf endigen. Ein Neurit wurde in keinem Fall nachgewiesen. Es ist fraglos, dass wir es hier mit derselben Zellgattung zu thun haben, welche von van Gehuchten beim Hühnchen, von Neumayer bei Esox lucius und von Ramon y Cajal in der Grosshirnrinde der Säugetiere gefunden, und nach ihm benannt wurde. Abgebildet findet sich diese Zellart in Fig. I durch Zelle *h* und in Fig. II durch Zelle *y*. Sowohl in der 3. als 4. Schicht finden sich Endigungen von Nervenfasern, welche teils dem Opticus entstammen, teils dem Nach-

hirn; in der 3. Zone endigen sie meist diffus, in der 4. stets mit radiär gestellten Fasern, die wiederum kleine Fortsätze haben (Fig. II r.).

In der 4. Schicht finden sich folgende Gebilde:

1. Horizontal gelegene bipolare Zellen.
2. Endigungen von Opticusfasern.
3. T-förmige Endigungen dendritischer Fortsätze gewisser pipolarer Zellen der 3. Schicht (Fig. II Zelle *n*).

Es erübrigt nunmehr noch die Besprechung des **Neuroglia** des Tectum loborum opticorum:

Wir müssen im Opticusdach unterscheiden zwischen Stützgebilden, die langgestreckt die ganze Höhe des Daches durchsetzen (Fig. I, *a*, b, *c*, *e* und *f*), und solchen, denen diese Eigenschaft nicht zukommt (Fig. I, *d*).

Unter der ersten Gattung haben wir zunächst Zellen, deren Zellkörper dicht am inneren Rande des Tectums zu finden ist, und meist eine birnförmige Gestalt aufweist. Diesen Zellen fällt die Aufgabe zu, meine erste Schicht zu bilden. Von dem Zellkörper geht nach aussen ein Fortsatz, welcher entweder glatt und leicht geschlängelt, bis zum oberen Rand verläuft, um in diesem Fall mit einer knopfartigen Anschwellung zu endigen, oder aber der Fortsatz beginnt genau an der Grenze zwischen der zweiten und dritten Zone einen kräftigen, moosartigen Besatz anzunehmen, mit welchem der Fortsatz bis zum Rand des Tectums verläuft. Diese Zellen finden sich in Fig. I als Zelle *e* und *a* abgebildet. Als eine Abweichung der zuletzt beschriebenen Zellart ist in derselben Figur Zelle *c* anzusehen, der Unterschied besteht nur darin, dass der Zellleib noch einen zweiten kleinen Fortsatz zum inneren Rand des Tectums entsendet.

Weiter findet man Stützgebilde, deren Zellleib nicht am inneren Rande des Tectums gelegen ist, sondern sich an der ventrikelwärts gelegenen Grenze der zweiten Zone befindet (Zelle *b* und *f*). Vom Zellkörper dieser Zellen geht ein innerer kurzer und ein äusserer langer Fortsatz aus; der erstere endet stets mit einer kleinen Anschwellung und liegt zwischen den Zellkörpern der vorher beschriebenen Neurogliazellen, der äussere kann leicht gewunden, glatt verlaufend in einer Anschwellung am äusseren Rande des Tectums sein Ende finden, oder vom Beginn der dritten Zone ab, wie oben bei Zelle *a* und *c* der

Fig. 1 beschrieben, einen moosartigen Besatz annehmen und in gleicher Weise ordnen. Erwähnt sei auch, dass des öfteren bei denjenigen Zellen, welche in der vierten Zone mit einem Knopf endigen, an der Anschwellung kurze horizontal verlaufende Fortsätze zur Ansicht kamen (Zelle *b* der Fig. I).

Von denjenigen Stützgebilden, welche die ganze Höhe des Tectum loborum opticorum nicht durchsetzen, kam nur eine, aber sehr verbreitete Zellart zur Veranschaulichung. Dieselbe ist durch Zelle *d* der Fig. I versinnbildlicht. Es sind Zellen mit birn- oder kugeligem Zellkörper, der in der ganzen Höhe der zweiten Zone zu finden ist, vom Zellleib entspringt ein Fortsatz, der im äusseren Drittel der dritten Schicht sich zu teilen beginnt und zwar so, dass die Fasern radiär zum Hauptfortsatz gestellt sind. Die Fasern, in welche der Fortsatz sich auflöst, zeigen einen leichten moosartigen Besatz, und gerade diese Eigenschaft gestattet mit Sicherheit, diese Zellen den Stützgebilden zuzurechnen.

Werfen wir einen Rückblick auf die Befunde, so kommen wir zu folgenden Ergebnissen.

Sämtliche Schichten des Tectums erreichen ihre höchste Ausdehnung der Dicke nach in den medial gelegenen Teilen des Tectums, welche der Höhe der Kuppe, die durch das Mittelhirn gebildet wird, entsprechen; wie schon erwähnt, nimmt Schicht 2 im Verlauf nach oralwärts auf Kosten der sie überwachsenden 3. Schicht ab, während Zone 1 und 4 an allen Teilen des Opticusdaches die gleichen Verhältnisse bilden. Die einzelnen Schichten sind in Fig. I schematisch dargestellt und mit entsprechenden Ziffern versehen. Beim Embryo lässt die erste und zweite Schicht durch folgende Verhältnisse sich deutlich abgrenzen. Während in der zweiten Schicht die eigentümlichen birnförmigen Zellleiber dicht aneinander gelagert, doch nicht in reihenweiser Anordnung, sondern unregelmässig aneinander gestellt sind, so dass das Bild eines Mosaikpflasters entsteht, zeigt die erste Zone die Zellleiber in einer Reihe regelmässig angeordnet, und die Zwischenräume der Zellen werden durch Fortsätze gleichwertige Zellen. Der Teil, welcher ihr später von dem beim Embryo als Schicht 2 zu bezeichnenden Abschnitt des Tectums zufallen wird, ist zum Teil von schon vorgerückten

Ependymzellen besetzt, zum Teil von Zellkörpern der Zone 2, die aber alle das Bestreben haben, peripherwärts zu wandern, endlich auch von Zellen, die zur Bildung weit höher gelegener Schichten des ausgebildeten Tectums bestimmt sind, wie oben schon ausgeführt wurde. Wir haben daher für das embryonale Tectum nicht das Recht, der Schicht 1 den Namen Ependymzellenschicht beizulegen, da auch in Zone 2 Zellkörper von Ependymzellen vorhanden sind. Immerhin können wir aber mit Bestimmtheit sagen, dass die Schicht 1 allmählich sich verbreiternd die Ependymzellenschicht des Tectums der ausgewachsenen Tiere bilden wird.

Dass meine zweite Schicht in ihrem späteren Wachstum noch tiefgreifende Veränderungen durchzumachen hat, geht aus dem vorhergehenden schon hervor. Zunächst wird sie an Dickendurchmesser zu Gunsten der Schicht 1 und 3 abnehmen, nachdem viele Bestandteile, welche für höher zu liegen kommende Schichten bestimmt sind, peripherwärts sich verschoben haben werden, worüber bei Besprechung der Zellen das Nötige gesagt wurde. Ich kann wohl mit Sicherheit annehmen, dass die Zellen, welche in Fig. II durch die Zelle *d* versinnbildlicht ist, und die weitaus am häufigsten in dieser Zone sich vorfinden, als die ihr eigentümlichen Bestandteile derselben zu betrachten sind, wenn auch ähnliche kleinere, jetzt schon in der Schicht 3 zur Beobachtung kommen. Es ist kein ungewöhnlicher Befund, dass gleichgebaute Zellen verschiedenen Schichten angehören können. Nachdem aber in der gleichen Entwickelungsstufe der Zellkörper dieser Zellen dicht an der Schicht 1 gefunden wird, während die Verästelungen des Dendriten die Zone 4 beinahe erreichen, und diese Zellform alle übrigen hier vorkommenden bei weitem übertrifft, muss ich sie als die zukünftigen, alleinigen Inhaber derselben ansprechen. Auffallend ist es, dass der Neurit dieser Zellen stets von einem Dendriten hoch oben in der Schicht 3 entspringt, während bei den nahe verwandten Esociden der Neurit immer vom Zellkörper ausgehend seinen Weg nimmt. Es muss dies zunächst als Eigentümlichkeit der Salmoniden angesehen werden.

Wir sehen daher, dass die Schicht 2 der Salmonidenembryonen einerseits noch oder vielmehr schon Ependymzellenkörper enthält, dass sie die ihr eigentümlichen Zellen und andererseits

mehrere Zellformen noch besitzt, die für höhere Schichten bestimmt sind. Dies ist sicher daraus zu schliessen, dass dieselben Zellformen in der Schicht 3 in vollkommenster Form gefunden werden, und als von Schicht 2 ausgewandert zu betrachten sind. Die Schicht 2 bietet daher kein abgeschlossenes Bild, und ich bezeichnete sie wegen der in ihr vorgehenden Verschiebung von Zellen zur Peripherie als Bildungsschicht.

Es ist jedoch unzweifelhaft, dass diese Schicht, zumal niemals in ihr ein Faserverlauf beobachtet werden konnte, der Nervenzellenschicht Neumayers bei erwachsenen Esociden, der granulösen Schicht Fusaris bei Teleostiern, und derselben von van Gehuchten bei Trutta fairo gleichzustellen ist.

Die verwickelsten Verhältnisse finden sich in meiner 3. Schicht vor, welche gegen Schicht 2 dadurch abgegrenzt ist, dass Nervenfasern in Quer- und Längsrichtung anzutreffen sind, somit also das mosaikartige Bild dicht aneinander liegender Zellen plötzlich durch lockeres Gewebe ersetzt wird, ohne dass eine besondere Nervenfaserschicht zwischen Schicht 2 und 3 festzustellen wäre. Noch ein anderer Umstand trennt, wie erwähnt, Schicht 2 und 3, es ist dies die Gestalt gewisser Stützgebilde, welche in Fig. 1 durch die Zellen *a* und *e* klargelegt ist. An der Grenze der Schicht 2 und 3 beginnt nämlich bei den peripheren Fortsätzen solcher sich häufig färbender Zellen der moosartige Belag, der bis in die Schicht 4 verfolgt werden kann. Die Schicht 3 ist die wichtigste Schicht des embryonalen Tectums, da sich in ihr die verschiedensten Gebilde vorfinden, die beim erwachsenen Tier zu einzelnen scharf getrennten Schichten vereinigt sind. Es sind dieses die Schichten 3, 4 und 5 Fusaris und 3, 4, 5 und 6 Neumayers. Doch schon der Umstand, dass die Nervenfasern in ihrer Zahl an den Randteilen der Schicht überwiegen, ebenso wie die Zellen in den mittleren Schichten, deutet darauf hin, dass die Umgestaltung dieser Schicht in die verschiedenen Bahnen und Zellenschichten des erwachsenen Tieres ihren Anfang genommen hat. Aus den beschriebenen Zellen geht schon hervor, wie vielseitig die für dieselbe eigentümlichen Zellgebilde sind.

Es sei hier noch kurz erwähnt, dass die bisher für das Tectum loborum opticorum beschriebenen Zellformen der verschiedensten Tiere hier sich wiederfinden. So entspricht Zelle *y*

der Fig. II den gleichen Zellen beim Hühnerembryo, die von van Gehuchten und Ramón y Cajal zuerst beschrieben wurden. Sämtliche Zellformen, die Neumayer für die 3. Schicht des Tectums erwachsener Esociden beschreibt, finden sich bei Salmoniden, wenn auch oft noch plump an Gestalt. Ebenso konnten die dem Tectum der Eidechse eigentümlichen Zellformen, welche von Pedro, Ramón y Cajal aufgefunden wurden, auch bei Salmoniden festgestellt werden. Bei den guten Ergebnissen meines Färbeverfahrens ist es nicht wunderbar, wenn auch viele noch nicht beschriebene Gebilde zur Beobachtung kamen, deshalb zunächst als Eigentümlichkeit der Salmoniden aufzufassen sind. Herausgreifen möchte ich hier die beschriebenen grossen Zellen der 3. Schicht; es kann nicht unterlassen werden, darauf hinzuweisen, dass auch im Kleinhirn derartige grosse Zellen vorkommen, denen, allgemein ausgedrückt, die Aufgabe zufallen dürfte, die Reize verschiedener Gegenden zu vereinigen. Schon Neumayer weist auf den Versuch der Exstirpation des Grosshirns bei Knochenfischen von Steiner hin, der von Baudelot und Vulpian in ähnlicher Weise ausgeführt wurde. Er fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen in folgendem Satz zusammen: Da die des Grosshirns beraubten Fische noch vollkommene Erhaltung des Willens zeigen, entbehre hier das Organ aller jener kardinalen Funktionen, welche man bisher als dem Grosshirn eigentümlich bezeichnet habe; hieraus folgert er: es wandern in der Wirbeltierreihe Funktionen des Mittelhirns in das morphologisch definierte Grosshirn oder die phylogenetische Entwickelung des Gehirns beruht auf einer Anhäufung von Funktionen, welche dorthin aus dem Mittelhirn nach und nach eingewandert sind. Auch meine Befunde dürften morphologisch dieser Ansicht nicht widersprechen.

Dass die 4. Zone meiner Objekte der oberflächlichsten bei Esociden entspricht, geht schon aus den in ihr beschriebenen Gebilden hervor.

Da das Tectum loborum opticorum bei Fischen als der Gehirnteil aufzufassen ist, der seinem Bau nach dem Vierhügelpaar der höheren Wirbeltiere entspricht, funktionell als Ersatz der fehlenden Grosshirnhemisphären aufzufassen ist, so war zu vermuten, dass man bei eingehender Untersuchung auf sehr verwickelte Verhältnisse stossen würde.

Fig. I.

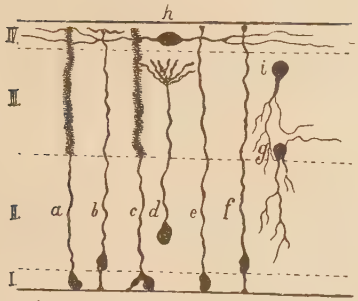

Fig. II.

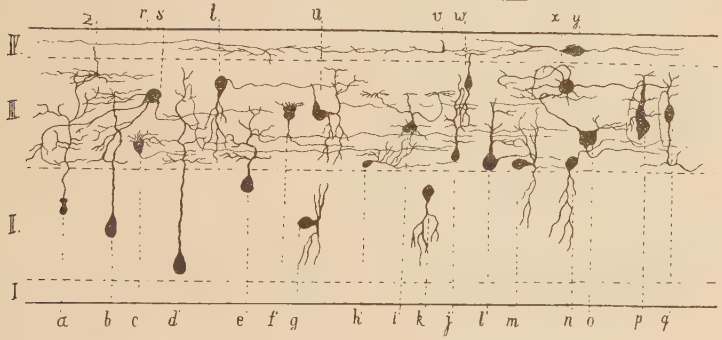

Fig. III.

Litteraturverzeichnis.

G. Carus, Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns nach ihrer Bedeutung, Entwickelung und Vollendung im thierischen Organismus. Leipzig 1814.

Gottsche, Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Müllers Archiv 1835.

Mauthner, Beiträge zur näheren Kenntnis der morphologischen Elemente des Nervensystems. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie. Vol. XXXIX 1859.

L. Stieda, Über das Rückenmark und einzelne Teile des Gehirns von Esox lucius. Dissert. inaug. Dorpat 1861.

Viault, Recherches histiologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes. Archive de Zoologie experimentale et générale Vol. V. 1876.

Dennissenko, Zur Frage über den Bau der Kleinhirnrinde bei verschiedenen Klassen von Wirbeltieren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Vol. XIV. 1877.

V. Rohon, Das Zentralnervensystem der Selachier. Wien 1877.

G. Fritsch, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.

Vignal, Note sur l'anatomie des centres nerveux du Mola. Archives de Zoologie experimentale et générale. Vol. IX. 1881.

P. Mayser, Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprioniden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Vol. XXXVI. 1882.

R. Fusari, Untersuchungen über den feineren Bau des Gehirns der Teleostier. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Vol. IV. 1887.

A. Schaper, Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anatomischer Anzeiger. Vol. VIII. 1893.

Pedro Ramón y Cajal, Investigaciones de histologia comparada en los centros optricos en los vertebrados, Tésis del doctor. adv. Madrid 1890.

Pedro Ramón y Cajal, El encephalo de los reptiles. Barcelona 1891.

Pedro Ramón y Cajal, Investigaciones micrographicas en el encephalo de los batráceos y reptiles. Zaragoza 1894.

Capobianco, Sur une particularité de structure de l'écorce du cervelet. Archives italiennes de biologie. Vol. XXI. 1894.

A. van Gehuchten, Contribucion à l'étude du systéme nerveux des téléostéens. Communicacion préliminare. La cellule. Vol. X. Fasc. 2. 1894.

A. van Gehuchten, La structure des lobes optiques chez l'embryonde poulet La cellule. Vol. VIII. 1892.

L. Neumayer, Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Zentralnervensystems von Esox lucius mit Berücksichtigung vergleichend anatomischer und physiologischer Verhältnisse. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXXXIV.

Aichel, Zur Kenntnis des embryonalen Rückenmarkes der Teleostier. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München. 1895. Heft 1.

Aichel, Zur Kenntnis des histologischen Baues der Retina embryonaler Teleostier. Erlangen 1896.

Santiago Ramón y Cajal, Testura de las circonvolutiones de los mamiferos inferiores. Nota preventiva. Gaceta medica. Catalana del 15. deciembre 1890.

Santiago Ramón y Cajal. Sur la structure de l'ecorce cérébrale de quelques mami féres. La cellule. Vol. VII. 1891.

S. Steiner. Über das Gehirn der Knochenfische. 1886. I. II.

Lebenslauf.

Ich Otto, Oskar, Wilhelm Aichel, evangelischer Konfession, geboren als Sohn des Konsuls Dr. Oswald Aichel in Concepcion, erhielt das Zeugnis der Reife in Celle (Hannover) im Jahre 1892. Ich studierte Naturwissenschaften und Medizin in München und Erlangen. 1895 unterzog ich mich der ärztlichen Vorprüfung. Im Juni 1896 promovierte ich in der philosophischen Fakultät der Universität Erlangen. Die Approbation als Arzt erhielt ich am 18. März 1898.